Die Parasiten des Menschen im phylogenetischen System

Julia WALOCHNIK & Horst ASPÖCK

Denisia **6**, zugleich Kataloge
des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. **184** (2002), 115-132

Abstract:

The phylogeny of human parasites

Within living memory, the classification of the organisms inhabiting the earth has been a human pursuit, however, inspite of major achievements this is still a substantial challenge. For thousands of years the system of the animals and the plants was based on gross morphological characteristics, until first electron microscopy and later the rise of molecular biology revolutionized phylogenetic research.

The phylogeny of the parasites in particular has been revised many times as several parasites, adapting their habitat within the host, exhibit an altered and often reduced morphology. The classical division of the parasites into protozoa, worms, and arthropods has to be completely abandoned, as it has become obvious that neither the protozoa nor the worms are a natural group. Today the parasites can roughly be divided into the unicellular ones being subsumed in the highly polyphyletic group of the protozoa and those belonging to the opisthokonts. Within the opisthokonts, human parasites are found in the group of the lophotrochozoans, comprising the tapeworms and the trematodes, and in the group of the ecdysozoans, including the roundworms and the arthropods. However, the systematics and the classification of the parasites and the entire system of organisms will certainly still require significant alterations.

Key words: Systematics, phylogeny, classification, evolution, tree of life.

1 Einleitung

Das Gebiet der Parasitologie umfasst eine ganz und gar heterogene Sammlung höchst diverser Organismen, deren einzige Gemeinsamkeit die parasitische Lebensweise ist. Und dies, obwohl hier die Viren und die Bakterien, ebenso wie die Pilze (abgesehen von wenigen früher den „Protozoen" zugeordneten und weiter von der Medizinischen Parasitologie betreuten Vertretern), die ja auch parasitieren, gar nicht berücksichtigt werden. Parasitismus als Lebensform ist mit Sicherheit mehrmals und unabhängig voneinander in verschiedenen phylogenetischen Linien entstanden, sodass nahezu in allen taxonomischen Gruppen parasitische Organismen zu finden sind. Etwa ein Drittel aller bekannten Arten lebt parasitisch. Diese Zahl könnte jedoch auch wesentlich höher liegen, wenn man davon ausgeht, dass gerade in den Gruppen der Arthropoden und der Nematoden, zu denen ein Großteil aller Parasiten gehört, noch ein erheblicher Anteil der existierenden Arten unbeschrieben oder überhaupt unbekannt ist (NIELSEN 1998). Während in der Gruppe der Deuterostomata (zu denen auch die Wirbeltiere zählen) nur 0,05 % der beschriebenen Arten Parasiten sind, weist in dem großen Phylum der Nematoda die Mehrzahl der Arten eine parasitische Lebensweise auf (DE MEEÛS & RENAUD 2002).

Am oder im Menschen parasitieren etwa 70 verschiedene Protozoen-Arten (ASPÖCK 1994), 350 Arten von „Würmern" (HIRST & STAPLEY 2000) und zumindest viele hundert Arthropoden. Laut WHO sind etwa 20 % der Weltbevölkerung von Parasiten besiedelt und 2-3 Millionen Menschen sterben jedes Jahr an einer Parasitose.

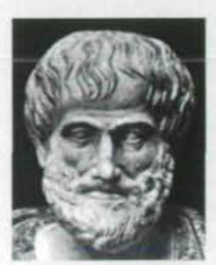
Vor allem durch die drastischen Neuerungen in der Analyse von Verwandtschaftsverhältnissen hat sich im System der Organismen Entscheidendes geändert. Es ist geradezu so, dass das Unterste zuoberst und das Oberste nach unten gekehrt wurde. Die klassische Einteilung der Parasiten in Protozoen, Würmer und Arthropoden muss in dieser Form vollkommen aufgegeben werden, da man erkannt hat, dass weder die Protozoen noch die Würmer tatsächlich eine einheitliche Gruppe darstellen. Gerade viele parasitische Einzeller („Protozoen"), die zuvor als ganz primitive Organismen angesehen worden waren, wurden nun auf ein zum Teil hohes Niveau erhoben. Dies liegt nicht zuletzt daran, dass zahlreichen Parasiten bestimmte Zellstrukturen oder Zellorganellen, wie z.B. Mitochondrien fehlen. Tatsächlich aber sind diese Reduktionen in vielen Fällen hochkomplexe Anpassungen an die parasitische Lebensweise, also an das Leben in einer besonderen Nische (dem Wirt). Eine ebenso grundlegende Veränderung betrifft die Gruppe der Würmer. Heute geht man davon aus, dass die Fadenwürmer mit den Arthropoden deutlich näher verwandt sind als mit den anderen Würmern.

In diesem Kapitel soll ein Überblick über die phylogenetische Stellung der Parasiten des Menschen gegeben werden. Wir haben uns hierbei weitgehend der von DE MEEÛS & RENAUD (2002) vorgeschlagenen Gliederung, die nur zum Teil die phylogenetischen Beziehungen widerspiegeln kann, angeschlossen und an den betreffenden Stellen vermerkt, wo es andere gängige Meinungen gibt. Tatsächlich gibt es noch viele offene Fragen und es sind nicht nur in der Systematik der Parasiten, sondern der Organismen insgesamt, noch erhebliche Veränderungen zu erwarten.

2 Geschichtliches

Seit jeher versucht der Mensch, die Tiere und Pflanzen dieser Erde zu benennen und zu systematisieren. Dieses Streben ist von dem Wunsch bestimmt, eine Klassifi-

Aristoteles (384-322 v. Chr.)



Aristoteles wurde 384 vor Christus als Sohn des Leibarztes des mazedonischen Königs Amyntas in Stageira auf der Halbinsel Chalkidike geboren. Er ging mit 17 Jahren zum Medizinstudium nach Athen und trat dort in die platonische Akademie ein. Im Jahre 342 wurde Aristoteles von König Philipp von Mazedonien als Lehrer für dessen Sohn Alexander, den späteren Alexander den Großen, an den Hof berufen. Nach der Ermordung Philipps im Jahr 336 trat Alexander die Herrschaft an, und als dieser 334 zu seinen Feldzügen aufbrach, ging Aristoteles zurück nach Athen und gründete dort eine eigene Schule, das Lykeion.

Aristoteles war nicht nur Philosoph, sondern ein bedeutender Naturforscher. Er besaß eine umfangreiche Sammlung von Pflanzen und Tieren und gilt als der erste tatsächliche Systematiker. Auf ihn geht der Begriff „Gattung" für eine Gruppe ähnlicher Organismen zurück und er etablierte die binäre Logik, also eine Kaskade von Doppel-Wahlmöglichkeiten – die Basis aller späteren Klassifizierungen.

Carolus Linnaeus (1707-1778)



Carolus Linnaeus wurde am 23 Mai 1707 in Råshult im Südschwedischen Småland als Sohn eines Geistlichen geboren. Mit 20 Jahren begann er sein Studium an der Universität in Lund, später studierte er in Uppsala, und im Jahre 1735 promovierte er im holländischen Hardewijk zum Doktor der Medizin. Noch im selben Jahr veröffentlichte er sein Hauptwerk „Systema naturae".

Linné unterteilte die gesamte Natur in drei Reiche – das Reich der Steine, das Reich der Pflanzen und das Reich der Tiere. Er schuf eine neue Bestimmungsmethode für Pflanzen und etablierte die binäre Nomenklatur als einzig gültige Art der Benennung. Seit Linné wird nun jede beschriebene Art mit einem Doppelnamen, dem Gattungs- und dem Artnamen, angesprochen. In der 10. Auflage seines „Systema naturae" (Linnaeus 1758) wendete er dieses System erstmals auch konsequent für das Reich der Tiere an, weshalb dieses Datum in zoologischen Nomenklaturfragen als Prioritätsgrenze gilt. Abbildung 1 zeigt die Beschreibung wichtiger Parasiten des Menschen in dieser berühmten Editio Decima. Linné war Leibarzt der Schwedischen Krone und im Jahre 1761 wurde ihm der Adelstitel verliehen, er war nun Carl von Linné.

zierung zu finden, die das „natürliche System" widerspiegelt, jene „Ordnung, die Gott geschaffen hat". In allen Kulturen dieser Welt gibt es irgendeine Art der Nomenklatur und fast überall wurde hierbei auch eine Hierarchie der Organismen aufgestellt. Das Wissen und die taxonomischen Kenntnisse indigener Völker über die lokale Fauna und Flora sind oft ausgesprochen hoch. So haben beispielsweise die Hanunoos auf den Philippinen für etwa 1600 dort vorkommender Pflanzen einen eigenen Namen und in einem Waldgebiet in Neu-Guinea, wo Ornithologen 137 Vogel-Spezies identifiziert haben, haben die Bewohner für 136 von diesen einen eigenen Namen. Namensgebung ist eine Grundvoraussetzung für den Austausch von Information. Brooks & Hoberg (2001) haben formuliert: „Jede biologische Forschung muss unweigerlich mit einem Artnamen beginnen – ohne die Systematik könnte die biologische Wissenschaft nicht voranschreiten".

Einer der ersten herausragenden Naturforscher war ohne Zweifel Aristoteles (siehe Kasten). Er hat nicht nur als Philosoph die binäre Logik, die noch heute jeder Systematisierung zugrunde liegt, etabliert, sondern auch eine Klassifikation für über 500 verschiedene Tierarten erarbeitet. Er unterteilte die Tierwelt grundsätzlich in Tiere mit Blut (die sogenannten Enema, also die heutigen Vertebraten) und Tiere ohne Blut (Anema). Diese Einteilung erscheint uns auch heute noch wesentlich gerechtfertigter, als die in späteren Jahrhunderten weit verbreitete Einteilung in Tiere des Wassers, des Landes und der Luft. Noch Albertus Magnus (1193-1280) hat in seinem „De animalibus" die Wale zu den Fischen und die Fledermäuse zu den Vögeln gezählt.

Erst in der Renaissance erlebte die Naturwissenschaft einen neuen Aufschwung, es entstanden zahlreiche Monographien über verschiedene Tiergruppen und Konrad Gesner und Ulisse Aldrovandi gaben umfassende Enzyklopädien der Zoologie, mit mehreren tausend Seiten heraus.

Bis zu John Ray (1627-1705) war es üblich, Organismen absteigend zu klassifizieren, das heißt, man teilte die gesamte belebte Welt zunächst in zwei große Gruppen und unterteilte diese dann immer und immer wieder. Ray hingegen befürwortete eine aufsteigende Klassifizierung, er identifizierte also zunächst eine Spezies und beschrieb deren Merkmale und fasste dann verschiedene Spezies

CAROLI LINNÆI
EQUITIS DE STELLA POLARI,
ARCHIATRI REGII, MED. & BOTAN. PROFESS. UPSAL.;
ACAD. UPSAL. HOLMENS. PETROPOL. BEROL. IMPER.
LOND. MONSPEL. TOLOS. FLORENT. SOC.

SYSTEMA NATURÆ
PER
REGNA TRIA NATURÆ,
SECUNDUM
CLASSES, ORDINES,
GENERA, SPECIES,
CUM
CHARACTERIBUS, DIFFERENTIIS, SYNONYMIS, LOCIS.

TOMUS I.

EDITIO DECIMA, REFORMATA.

Cum Privilegio S:æ R:æ M:tis Sveciæ.

HOLMIÆ,
IMPENSIS DIRECT. LAURENTII SALVII,
1758.

VERMES. ZOOPHYTA. Pennatula. 819

filosa. 2. P. stirpe rachi utrinque pennata: basi tentaculis duobus.
Bocc. mus. 1674. p. 286. t. 286.
Habitat in M. Mediterranei *Xiphiis.*
Setæ 2, rubræ, ad basin rachios pennatæ insertæ, ipsaque rachi longiores.

Sagitta. 3. P. stirpe approximate pennato apice nudo.
Chin. Lagerstr. 42. f. 3.
Habitat in Pelagi *Lophiis Histrionibus, basi intra cutem inserta.*

mirabilis. 4. P. stirpe filiformi, pinnis lunatis pectinatis remotis distiche alternis.
Mus. Ad. Frid. 1. p. 96. t. 19. f. 4.
Chin. Lagerstr. 49.
Habitat in O. Norvegico.

311. TÆNIA. *Stirps* liber, moniliformis, articulatus, membranaceus, articulis intus floriferis.
Os ad singulum articulum proprium.

Solium. 1. T. osculis marginalibus solitariis.
Amœn. acad. 2. p. 74. t. 1. f. 1.
Faun. svec. 1267. Tænia articulata teres.
Tyson. act. angl. 1683. n. 146. t. 1. & 2. f. 2, 6, 10. Lumbricus latus.
Andry lumbr. . f. 5. Solium.
Bewerw. thes. 202. t. 202. f. 3.
Plater. prax. 993. Vermis cucurbitinus.

Fff 2 *Coalet.*

TÆNIA *altera extremitate senescit, dum pariter ab altera, infinite procedens, uti radix Graminis.*
Tyson, Andry, Tulpius *aliique caput serpentiforme ad extremitatem crassiorem depinxerunt, & se hoc vidisse dixerunt, sed fallunt, cum omnis articulus propria vita gaudeat, nec ullus vermis capite instruatur, quod tænicidiis constat.*
TÆNIÆ *articuli, distincti facti,* Cucurbitini *audiunt, renascentes novis articulis more matris, ex infinitum, cum singulo articulo sit suum os, sua viscera.* Animalia *haec simplici catena composita, absque radice sunt, simillima ultimo ramo Sertulariæ, latente intra unumquemque articulum animalculo cum sua fructificatione.*

---

648 VERMES INTESTINA. Lumbricus.

Raj. ins. 2. Lumbricus terrestris minor.
Aldr. ins. 693. Lumbricus terrestris.
Red. exp. quart. t. 15. f. 1.
Sloan. jam. 2. p. 189. Lumbricus terrestris minor rubicundus.
β. *Raj. ins. 1.* Lumbricus major.
γ. *Raj. ins. 2.* Lumbricus intestinorum teres.
Vallisn. nat. 1. t. 3. Lumbricus humanus
Habitat in Humo; *adscendit noctu.*
Corpus *annulis circiter centum constans, annuloque majore cartilagineo cinctum, trifariam retrorsum aculeatum; quarto latere inermi.*
Majorem β. a minore α. vix diversum crederem, at intestinalem γ eandem esse e numero annulorum & aculeis observavi.

marinus. 2. L. papillis dorsalibus geminatis barbatis. *It. wgot. 189. t. 3. f. 6. It. scan. 315.*
Bell. aqv. 444. Lumbricus marinus.
Habitat in fundo Maris *sub arena.*

247. ASCARIS. *Corpus* teres, filiforme, continuum, utraque extremitate attenuatum.

vermicularis. 1. A. pollicaris. *Fn. svec. 1269.*
Habitat in Paludibus, *in* Radicibus *plantarum putrescentibus, in* Intestinis Puerorum & Equi.

lumbricoides. 2. A. spithamea.
Habitat in Intestinis Humanis.
Spithama & ultra, cum Lumbricis confunditur.

248. FASCIOLA. *Corpus* planiusculum, poro terminali ventralique.

hepatica. 1. F. ovata. *It. gottl. 182. 250. Fn. svec. 1274.*
Amœn. acad. 2. p. 86. Limax ovatus lividus margine acuto.
Ruf. app. 1. p. 199. t. 32. f. 5.
Schaeff. monogr. 1753. f. 1-17.

Habi-

VERMES INTESTINA. Fasciola 649

Habitat in aquis *dulcibus ad radices lapidum, inque* Hepate *Pecorum. Diss. de Ovibus.*
Magnitudo seminis Peponis. Corpus *ovatum, antrorsum acuminatum cum poro; in medio macula oblonga albida, a qua versus utramque extremitatem linea pallida extenditur; in latere inferiore, ubi corpus coarctatur versus os, alter porus est.*

intestinalis. 2. F. linearis longa. *Amœn. acad. 2. p. 71. Syst. nat. 6. p. 72. t. 6. f. 1. Act. Stockh. 1747. t. 5. f. 6.*
Plater. prax. 993. Ligula intestinorum.
Habitat in Intestinis Piscium.

249. HIRUDO. *Corpus* oblongum, ore caudaque in orbiculum expandendis se promovens.

sanguisuga. 1. H. depressa fusca: margine laterali flavo. *Faun. svec. 1272.*
Bergm. act. Stockh. 1757. n. 4. f. 3, 4.
Raj. ins. 3. Hirudo maxime vulgaris.
Habitat in Aquis *dulcibus.*

medicinalis. 2. H. depressa fusca: lineis flavis dorsalibus sex: intermediis immaculatis, subtus cinerea nigro maculata.
Bergm. act. Stockh. 1757. n. 4. f. 1, 2
Raj. ins. 3. Hirudo medicinalis.
Habitat in Aquis *dulcibus.*
Venæ sector, imprimis Hæmorrhoidem.

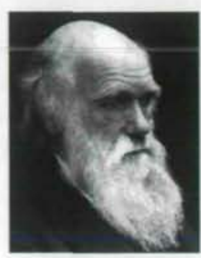
octoculata. 3. H. depressa fusca: punctis octo nigris supra os. *Bergman act. Stockh. 1756. p. 199. & 1757. n. 4. f. 5-8.*
Faun. svec. 1273. Hirudo depressa nigra, abdomine subcinereo.
Fn. svec. 725. Coccus aquaticus.
Habitat in Aquis *dulcibus.*
Ovum *planiusculum, ovatum, compositum, est Coccus aquaticus. Fn. svec. 725.*

stagnalis. 4. H. depressa nigra, abdomine subcinereo.
Bergm. act. Stockh. 1757. n. 4. f. 9-11. Hirudo bioculata.

Ss 5 *Habi-*

Abb. 1: Carolus LINNEAUS: Systema naturae. Editio Decima. Beschreibung von *Ascaris*, *Fasciola* und *Taenia*. LINNE wendete als Erster die binäre Nomenklatur konsequent auch für das Reich der Tiere an. Interessanterweise stellte er die Fadenwürmer und die Saugwürmer gemeinsam unter die intestinalen Würmer, während er die Bandwürmer zu den Zoophyten, also zu den Pflanzen-Tieren zählte.

Charles DARWIN (1809-1882)



Charles Robert DARWIN wurde am 12. Februar 1809 in The Mount, Shrewbury, als fünftes Kind einer wohlhabenden Landarztfamilie geboren. Sein Großvater war der berühmte Naturwissenschaftler Erasmus DARWIN. Nach einer wenig erfolgreichen Schulzeit begann DARWIN, zuerst in Edinburgh Medizin und dann in Cambridge Theologie zu studieren. Hier bereitete er sich auf ein Leben als Geistlicher der Church of England vor, und hier war es auch, wo er dem Geologen Adam SEDGWICK (1785-1873) und dem Biologen John Stevens HENSLOW (1795-1861) begegnete.

Mit 22 Jahren schloss DARWIN seine Studien in Cambridge ab. Und es wurde ihm – durch die hilfreiche Vermittlung von HENSLOW – das attraktive Angebot gemacht, an einer fünfjährigen Forschungsreise auf dem englischen Forschungsschiff HMS Beagle teilzunehmen. Während dieser Reise hatte DARWIN die Gelegenheit, geologische Formationen der verschiedenen Kontinente und zahlreiche Fossilien und lebende Tiere zu untersuchen.

Zu jener Zeit waren die meisten Geologen Anhänger der Katastrophentheorie von Georges CUVIER, welche die Entstehung der Arten so erklärte, dass alle früheren Lebensgemeinschaften durch große Katastrophen zerstört worden waren und dass die folgenden Lebewesen jeweils von Gott neu geschaffen wurden. Die jüngste Katastrophe war dieser Theorie zufolge die Sintflut, und diese hatte die gesamte Lebewelt – außer derjenigen Tiere, welche in der Arche Noahs waren – hinweggespült. Für die Katastrophisten waren die Arten individuell erschaffen und unveränderbar. DARWIN gilt mit seiner Erklärung, dass der Artenwandel und die Entstehung neuer Arten durch natürliche Selektion realisiert werde, als der Begründer der Evolutionstheorie, wenn auch Wissenschaftler vor ihm und Zeitgenossen (besonders Alfred Russel WALLACE, der DARWIN mit seiner Schrift „On the tendency of varieties to depart independently from the original type“ zur Veröffentlichung seines Werkes anregte) ähnliche Überlegungen angedacht hatten.

DARWINS Arbeiten beeinflussten die Biologie und die Geologie grundlegend und gewannen auch Bedeutung für das moderne Denken.

aufgrund gemeinsamer Merkmale zu Genera zusammen und so fort. Dies war ebenso ein ganz wesentlicher Beitrag zur Entwicklung einer echten Klassifizierung, wie die von August QUIRINUS BACHMANN (RIVINUS) (1652-1725) eingeführte binäre Nomenklatur, die Benennung aller Lebewesen mit nur zwei Namen.

Der entscheidende Schritt wurde allerdings von Carolus LINNAEUS (siehe Kasten) getan. Indem er fest an einer klaren und einheitlichen hierarchischen Klassifizierung festhielt, sich ohne Ausnahme an die binäre Nomenklatur hielt und diese auch für die Tierwelt konstant anwendete, erreichte er eine logische und überzeugende Klassifizierung aller Organismen. Diese beruht darauf, dass jede Spezies Teil einer und zwar einer einzigen Gattung ist und jede Gattung Teil einer einzigen Familie und so weiter.

Georges-Louis Leclercq, comte de BUFFON (1707-1788) war derjenige, der den Begriff Spezies als Fortpflanzungsgemeinschaft definierte, und Richard OWEN (1804-1892) etablierte die Begriffe Homologie und Analogie. Jean-Baptiste Monet de LAMARCK (1744-1829) schließlich drehte das gesamte zoologische System um, indem er nicht, wie alle früheren Systematiker mit dem Menschen anfing, sondern mit den einfachsten und ursprünglichsten Organismen, um dann zu den hochentwickelten fortzuschreiten.

Bei all dem Wissen, das schon zusammengetragen war und der genauen Kenntnis tausender Pflanzen und Tiere fehlte noch immer ein wesentlicher Gedanke. Die Systematik als Wissenschaft beschränkte sich allein darauf, die seit jeher vorhandenen und von Gott erschaffenen Lebewesen zu benennen und zu klassifizieren – denn man sah die Art als eine feste, unveränderliche und unumstößliche biologische Einheit. Auch LINNÉ war zu Beginn seiner Studien noch davon überzeugt gewesen, dass die Spezies als solche keiner Veränderung unterworfen sei, so schrieb er: „Die Unveränderlichkeit der Arten ist die Voraussetzung für Ordnung in der Natur“. Bald erkannte er aber, dass Pflanzen hybridisieren und dann neue Formen oder sogar „Arten“ bilden. Er verwarf das Prinzip der Unveränderlichkeit und postulierte, dass viele oder sogar die meisten Arten nach der Erschaffung der Welt durch Hybridisierungen entstanden sind. Schon LINNÉ beschrieb den „Kampf ums Überleben“ und er bezeichnete die Natur sogar als „ein Krieg aller gegen alle“.

Trotz der berühmten Versuche von Francesco REDI (1626-1698), welcher die Urzeugung widerlegte und den Satz prägte: „Alles Leben aus dem Ei“, und Lazaro SPALLANZANI (1729-1799), der bewies, dass in erhitzten und verschlossenen Gefäßen keine „Infusorien“ entstehen, war die Meinung, dass Leben auch jederzeit spontan entstehen könne, noch immer weit verbreitet. Man glaubte, dass Fliegen im Dreck und Würmer im Morast entstünden. Als Charles DARWIN (siehe Kasten) dann versuchte, den Ursprung des Lebens in der Chemie zu sehen und postulierte, dass die Spezies als solche einer ständigen Ver-

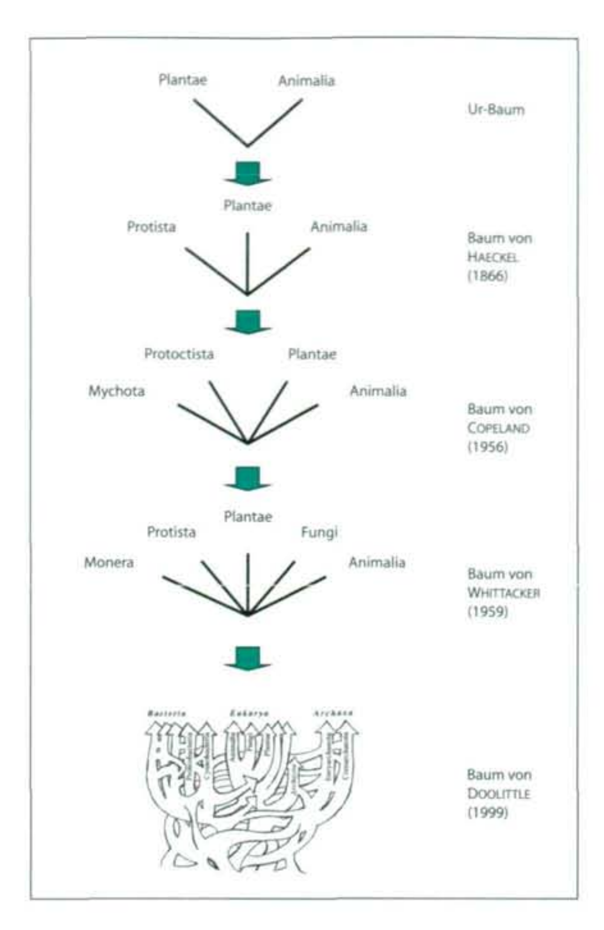


Abb. 2: Genealogie des universellen Baumes. (Orig.)

änderung unterworfen sei, brachte er mit seiner Hypothese die gesamte damalige Naturwissenschaft ins Wanken. In seinem berühmten Werk „The Origin of Species" (DARWIN 1859) schrieb er: „ausgestorbene Arten kehren nie zurück" und „neue Arten entstehen sowohl an Land als auch im Wasser sehr langsam, eine nach der anderen". Die Idee der Evolution war geboren.

Bis zur Erfindung des Mikroskops durch Antony VAN LEEUWENHOEK (1632-1723) (siehe auch p. xxx) teilte man die belebte Welt in Pflanzen und Tiere. Ernst HAECKEL (1834-1919) war 1866 der Erste, der diese Zweiteilung hinterfragte, indem er vorschlug, die Protista, also die Einzeller, als ein drittes und gleichwertiges Reich neben die Pflanzen und Tiere zu stellen und Herbert COPELAND (1902-1968) etablierte 1956 ein viertes Reich, die Bakterien. Mit der Erfindung des Elektronenmikroskops (1931) durch Ernst RUSKA (1906-1988) hat die phylogenetische Forschung dann einen wesentlichen Sprung vorwärts gemacht. Dadurch, dass jetzt Zellstrukturen und die Beschaffenheit der Mitochondrien, Diktyosomen und des Zytoskeletts aufgeklärt werden konnten, erkannte man einen noch tiefergreifenden Unterschied zwischen den Lebewesen, und Edouard CHATTON (1883-1947) schlug die Differenzierung der gesamten belebten Welt in Prokaryoten und Eukaryoten vor. Es wurden also den prokaryoten Bakterien die eukaryoten Tiere, Pflanzen und Protisten gegenübergestellt. Robert WHITTAKER (1924-1980) setzte den vier Reichen 1959 noch ein fünftes, die Pilze, hinzu und diese fünf Reiche: Plantae, Animalia, Protista, Fungi und Monera (Bacteria) bildeten lange Zeit die Grundlage aller phylogenetischen Forschung.

Erst 1977, durch das Aufkommen der Molekularen Phylogenie, also durch den Vergleich der Sequenzen und Proteine von Organismen, entdeckte man, dass die Prokaryoten alles andere als eine einheitliche Gruppe darstellen und dass sich eine fundamentale Trennung durch das Reich der Bakterien zieht. Carl WOESE schlug deshalb vor, die Methan-Bakterien und deren Verwandte von den Bakterien abzuspalten und in eine eigene Gruppe, die der Archaebakterien, zu stellen (WOESE et al. 1990). Diese Dreiteilung der Gesamtheit aller Lebewesen in die drei großen Reiche Bacteria (Eubacteria), Archaea (Archaebacteria) und Eukarya (Eukaryota) ist heute noch gültig. Wenn man allerdings Phänomene wie den lateralen Gentransfer – also den Austausch von Genen zwischen Organismen verschiedener Arten, Gattungen oder sogar Reiche – beim Erstellen eines universellen Baumes berücksichtigt, so wird aus diesem geradezu ein „Netz" (Abb. 2). Besonders häufig ist der laterale Gentransfer in der Welt der Bakterien – überspitzt könnte man die Gesamtheit aller Bakterien der Welt als einen einzigen globalen Superorganismus ansehen (REMANE et al. 1997; DOOLITTLE 1999; MINELLI 2002)

3 Evolution

3.1 Entstehung des Lebens

Das Leben ist vor etwa 3,8-4 Milliarden Jahren entstanden und zwar vermutlich durch zufällige Interaktionen anorganischer Moleküle. Eine Grundvoraussetzung hierfür war flüssiges Wasser – das Leben entstand also in der sogenannten Ursuppe. Wasser-Moleküle sind im Weltall als Eiskristalle oder als Wasserdampf weit verbreitet. Flüssiges Wasser hingegen kann nur zwischen 0 °C und 374 °C und unter einem Druck von mindestens 6 mbar bestehen. Das Vorhandensein von flüssigem Wasser wird daher vom Abstand zur Sonne und von der Größe des jeweiligen Planeten bestimmt. Durch Wechselwirkungen sind dann die ersten organischen Moleküle entstanden, die mit aller Wahrscheinlichkeit aus Kohlenstoff (C), Wasserstoff (H), Sauerstoff (O), Stickstoff (N) und Schwefel (S) bestanden und deshalb in ihrer Gesamtheit „CHONS" genannt werden.

Man nimmt an, dass die frühe Atmosphäre aus Kohlendioxid, Stickstoff und Wasser, mit einem geringen Anteil an Kohlenmonoxid und Wasserstoff zusammengesetzt und schwach reduzierend war. Die damalige Strahlkraft der Sonne war 30 % niedriger als heute. Da es damals noch kein Ozon in der Atmosphäre gab, gelangte die Sonnenstrahlung ungehindert auf die Erdoberfläche; signifikante Mengen an Ozon sind erst vor etwa 2 Milliarden Jahren entstanden. Nur an drei Stellen auf der Erde gibt es Sedimentgesteine, die älter als 3,3 Milliarden Jahre alt sind, nämlich in Süd-West-Grönland, im Osten von Südafrika und im Nordwesten von Australien. Die ältesten Sedimente auf der Erde wurden in Grönland gefunden und lassen darauf schließen, dass das Leben ungefähr 3,85 Milliarden Jahre alt ist. Bakterielle Mikrofossilien sprechen dafür, dass es dann bereits vor etwa 3,5 Milliarden Jahren eine Vielzahl morphologisch diverser Cyanobakterien-artiger Mikroorganismen gegeben hat (SCHOPF & PACKER 1987). Die Photosynthese musste erfunden werden, sonst wären die Nährstoffe in der „Ursuppe" in kurzer Zeit verbraucht gewesen.

Das Charakteristikum aller lebenden Organismen ist die Zelle. Es ist sehr wahrscheinlich dass Membranbildung der erste Schritt in der Entstehung des Lebens war, dass also eine Zelle, die durch eine Membran von der wässrigen Umgebung abgetrennt war und katalytische Moleküle (Enzymen) und Moleküle zur Speicherung von Information (RNA) enthielt, das erste „lebendige" System auf der Erde war. Schon vor der Entstehung zellulärer Mikroorganismen gab es vermutlich eine Welt der RNA, denn RNA kann gleichzeitig als Informationsspeicher und als katalytisches Molekül (Ribozym) fungieren.

3.2 Entstehung der eukaryoten Zelle

Eukaryoten besitzen im Gegensatz zu Prokaryoten, einen von einer Doppelmembran umgebenen Zellkern (griech: eu: richtig, echt; karyon: Kern), und verfügen außerdem zumeist noch über weitere, von einer Doppelmembran umschlossene Zellorganellen, wie Mitochondrien und Plastiden. Während die Prokaryoten heute in zwei nicht näher miteinander verwandte Gruppen aufgeteilt werden, bilden die Eukaryoten mit Sicherheit eine monophyletische Gruppe, wobei vermutlich die Archaea die nächsten lebenden Verwandten der Eukaryoten sind. Wenn man davon ausgeht, dass die Entstehung allen Lebens auf der Erde auf ein einmaliges Ereignis zurückzuführen ist und dass weiters die ersten Organismen in das Reich der Bakterien gehörten, so ist eine zentrale Frage in der Evolutionstheorie, wie sich aus diesen prokaryoten Lebewesen, die eukaryote Zelle entwickelt hat.

Die Entstehung der eukaryoten Zelle geht weit zurück in das Präkambrium (Abb. 3), der genaue Entstehungszeitpunkt ist allerdings schwer zu datieren, da Zellorganellen in fossilem Material meist nicht erkennbar sind. Heute gilt *Grypania spiralis*, ein Organismus, der aus 2,1 Milliarden Jahre alten Steinen aus Michigan, USA, isoliert wurde, als der älteste bekannte Eukaryot (HAN & RUNNEGAR 1992). Vor etwa 2 Milliarden Jahren kam es zu einem globalen Anstieg von atmosphärischem Sauerstoff und möglicherweise hat der ansteigende Sauerstoffgehalt zu der Formierung eines Schutzschildes für das Genom gegen Oxidation, also zur Ausbildung des Zellkerns, geführt. Wie dieser „Ur-Eukaryot" allerdings tatsächlich entstanden ist, ist nach wie vor ungeklärt (MARTIN & MÜLLER 1998). Die Entstehung der Mitochondrien und Plastiden wird heute durch die sogenannte „Endosymbionten-Theorie" erklärt, welche eine der zentralen Hypothesen der Evolutionsbiologie darstellt (Abb. 4).

Eine Vielzahl von Mikroorganismen, von kleinsten Bakterien bis zu Eukaryoten, hat die Fähigkeit, in anderen Zellen zu überleben. Wenn beide Organismen daraus einen Nutzen ziehen, bezeichnet man dies als Symbiose. Tatsächlich sind viele Zellen, die als Wirte fungieren, phagozytotische Zellen, deren ursprüngliche Aufgabe es ist, fremde Organismen aufzunehmen und zu vernichten. Das heißt, Endosymbionten gelangen zumeist passiv in den Wirtsorganismus. Man nimmt also an, dass der ursprünglich anaerobe oder mikroaerophile „Ur-Eukaryot" vor etwa 1,8 Milliarden Jahren einen Prokaryoten, und zwar ein α-Proteobakterium, aufgenommen hat und dieses zur Atmung befähigte Proteobakterium sich in weiterer Folge zu einem echten Symbionten – dem Mitochondrium – entwickelt hat. Und zwar sprechen die meisten Daten dafür, dass die Mitochondrien nur ein einziges Mal entstanden sind (GRAY et al. 2001). Eine zweite Theorie geht davon aus, dass die Mitochondrien der höheren Eukaryoten erst nach der Abspaltung der Heterolobosa aufgenommen wurden und die Mitochondrien aller früheren Gruppen, welche sich ja recht deutlich von den anderen unterscheiden, auf andere Endosymbiose-Ereignisse mit verschiedenen anderen α-Proteobakterien zurückzuführen sind (SOGIN et al. 1998). Die α-Proteobakterien gehören in eine Gruppe, welche die Rickettsien und andere obligat intrazelluläre Parasiten enthält – Parasitismus hat also in der Evolution eine ganz maßgebliche Rolle gespielt. Ebenfalls durch Endosymbiose sind die Plastiden der Pflanzen entstanden, wobei hier ein zur Photosynthese befähigtes Cyanobakterium aufgenommen wurde. Der Erwerb von Plastiden durch Endosymbiose mit pro- oder eukaryoti-

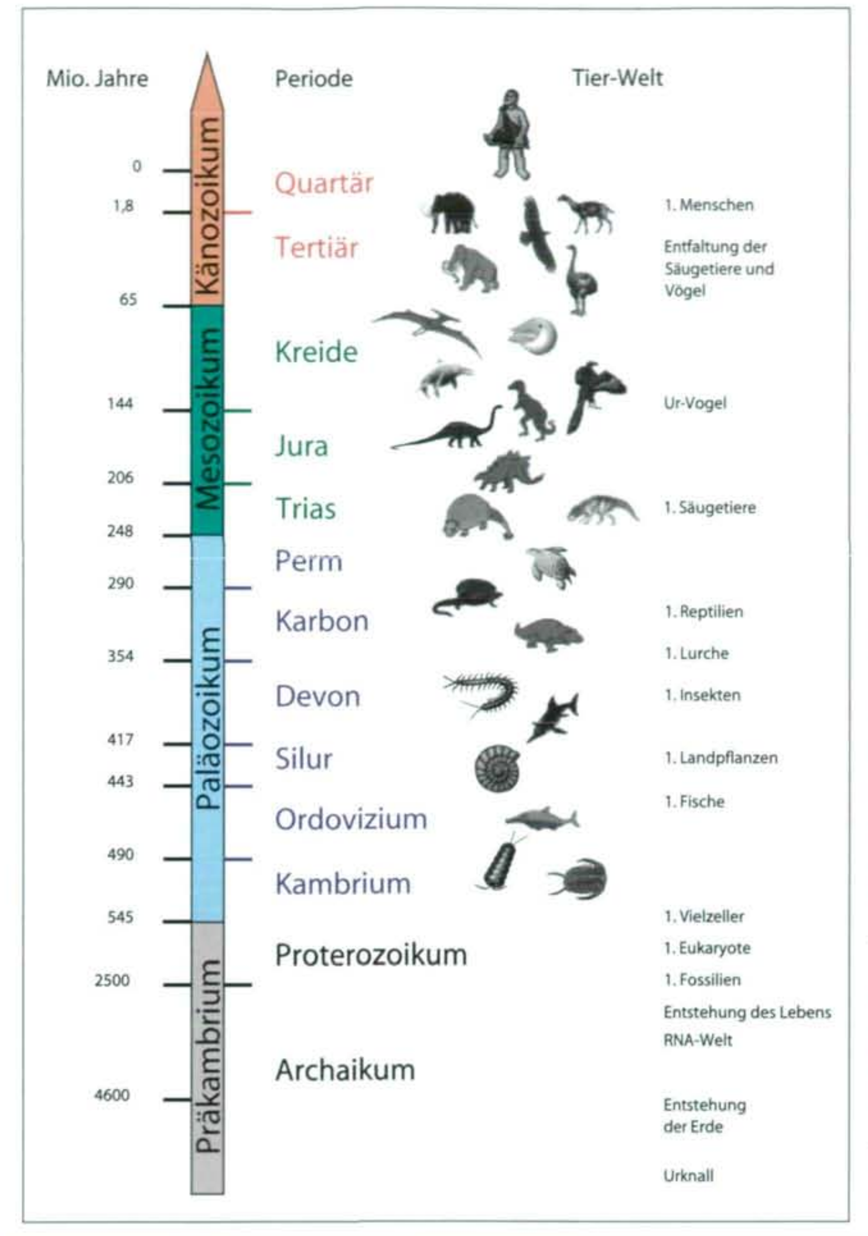


Abb. 3: Erdgeschichte. Die Längen der Perioden sind aus Gründen der Anschaulichkeit nicht maßstabsgetreu gezeichnet. (Orig.)

zuführen sind, und die dementsprechend auch drei bzw. vier Membranen aufweisen.

Während der Koevolution des eukaryotischen Wirts und seiner symbiontischen Organellen wurde ein Großteil deren Gene in den Zellkern der Wirtszelle transferiert, sodass rezente Mitochondrien nur noch etwa 1 % ihres ursprünglichen Genoms aufweisen. Der mitochondrielle Gen-Gehalt der heute lebenden Organismen reicht von 67 protein-kodierenden Genen bei *Reclinomonas americana*, einem sehr ursprünglichen begeißelten Organismus aus der Gruppe der „Flagellaten", bis zu 3 im mitochondriellen Genom der Apicomplexa, der Gruppe von strikt parasitischen Protozoen, zu denen auch *Plasmodium* und *Toxoplasma* gehören. Bei *Reclinomonas americana* handelt es sich um das Gen-reichste, ursprünglichste und am meisten bakterienartige Mitochondrien-Genom, das bis jetzt bekannt ist. Heutige Plastiden besitzen immerhin noch etwa 10 % ihres Genoms, sind also wesentlich später entstanden als die Mitochondrien (GRAY 1999, GRAY et al. 2001).

schen Zellen hat sich allerdings vermutlich mehrmals vollzogen.

Mitochondrien und Plastiden weisen prokaryotische Ribosomen auf und können durch Antibiotika inhibiert werden, die typische prokaryotische Zell-Vorgänge inhibieren. Beide vermehren sich durch Teilung und können nicht de novo synthetisiert werden. Auch haben beide ihre eigenen zirkulären Genome und sie sind von einer Doppelmembran umgeben, das heißt sie befinden sich per definitionem außerhalb der Zelle. Es gibt sogar Plastiden, die auf eine doppelte Endosymbiose, also die Aufnahme eines anderen Eukaryoten samt dessen Plastiden zurück-

Zahlreiche Protozoen und zwar gerade parasitische Protozoen, wie *Giardia*, die Trichomonaden oder die Entamöben sind mitochondrienlos, und deshalb hat man lange Zeit angenommen, dass diese bereits vor dem Endosymbiose-Ereignis vom Eukaryoten-Baum abgezweigt sind, und somit die ursprünglichsten rezenten Eukaryoten darstellen. Aus jüngerer Zeit gibt es aber immer mehr Hinweise darauf, dass diese Parasiten nicht primär mitochondrienlos sind, sondern sie diese vielmehr als Anpassung an ihre anaerobe Lebensweise verloren haben, bzw. in die sogenannten Hydrogenosomen (siehe p. xx) umgewandelt haben (BIAGINI & BERNARD 2000; VONCKEN et al. 2002). Hingegen scheint *Pelomyxa palustris*, eine Boden-

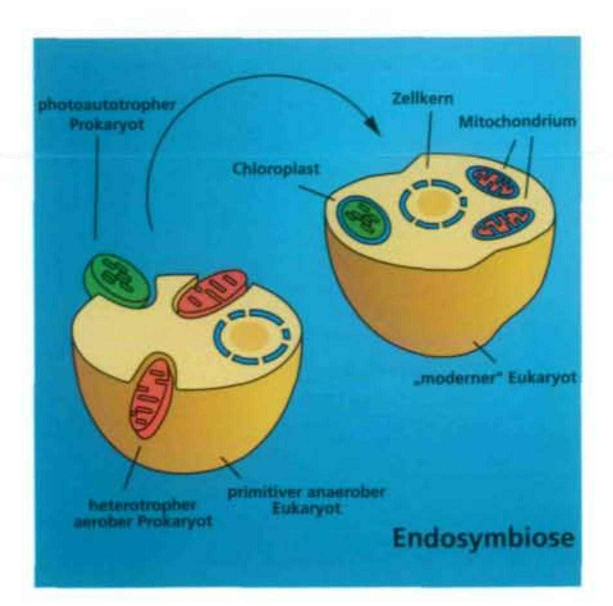


Abb. 4: Endosymbiose. Aus den phagozytotisch aufgenommenen Prokaryoten entwickeln sich die Mitochondrien und die Plastiden – die ursprünglich endosymbiontischen Bakterien werden zu echten Zellorganellen.

(Bild aus http://www.g-o.de.)

Amöbe, tatsächlich primär mitochondrienlos zu sein und interessanterweise, weist diese Amöbe verschiedene intrazelluläre Symbionten auf, welche für die Amöbe unterschiedliche metabolische Funktionen erfüllen. Es konnte sogar gezeigt werden, dass zwischen dem Wirt und den Endosymbionten ein Gentransfer stattfindet, und dass die Symbionten die Expression der Wirts-Gene beeinflussen können und umgekehrt (HENZE et al. 1995).

Heute geht man davon aus, dass die Mehrheit der Eukaryoten in sehr kurzer Zeit, in einer explosionsartigen Radiation vor ungefähr einer Milliarde Jahren entstanden ist (SCHLEGEL 1994). Der Eukaryoten-Baum hat also einige wenige Äste – Gruppen, die sich schon früh abgespalten haben – und geht dann in eine mehr oder weniger unauflösbare Krone, die sogenannten „crown-groups", über. Vermutlich koinzidiert dieses Ereignis mit dem Enden einer Periode globaler Stabilität – es kam zur Habitat-Fragmentation.

3.3 Entfaltung der Arten

Ein weiterer großer Schritt in der Evolution war die Entstehung der Vielzeller. Vielzellige Organismen sind dadurch ausgezeichnet, dass sie über verschiedene Zelltypen verfügen, von denen jeder auf bestimmte Funktionen spezialisiert ist – die Zellen verlieren ihre Totipotenz, sie kommunizieren miteinander und werden von einer extrazellulären Matrix zusammengehalten. Schrittmacher dieser Entwicklung waren die gesteigerte Effektivität der jeweiligen Zellen durch Arbeitsteilung und der gegenseitige Schutz im Zellverband. Die Mehrzelligkeit ist vermutlich mehrmals entstanden und auch heute noch kommen bei verschiedenen Organismen Zwischenstadien auf dem Weg zum Vielzeller vor. Der älteste Vielzeller, der tatsächlich noch einem rezenten Taxon zugeordnet werden kann, ist eine Rotalge, die zwischen 1200 und 750 Millionen Jahre alt ist (BUTTERFIELD et al. 1990), die ältesten Fossilien von Tieren sind etwa 600 Millionen Jahre alt. Eine Ansammlung von nicht mineralisierten Fossilien aus dieser Zeit ist als „Ediacara biota", benannt nach ihrem ersten Fundort in Australien, bekannt. Diese frühen Vielzeller scheinen relativ große Oberflächen gehabt zu haben und lebten in flachen, energiereichen, oft eisenhaltigen Umgebungen. Vermutlich entstanden dann sehr rasch, geradezu explosionsartig alle Stammgruppen der Metazoen. Es kam zur Ausbildung von harten Körperteilen, die auch ein enormes Größenwachstum ermöglichten und in nur wenigen Millionen Jahren entwickelten sich sämtliche bekannten Körperbaupläne der Tierwelt. Man bezeichnet dieses die Biosphäre revolutionierende Ereignis vor ungefähr 540 Milliarden Jahren als die „Kambrische Explosion".

4 Phylogenie und Klassifizierung

Eine Klassifizierung im LINNÉschen Sinne setzt eine bestimmte Hierarchie mit verschiedenen Rängen voraus, wobei die Anzahl der Ränge nicht unbedingt festgelegt sein muss. Als Basis jeder Klassifizierung dienen die Ränge Art (Species), Gattung (Genus), Familie (Familia), Ordnung (Ordo), Klasse (Classis), Stamm (Phylum) und Reich (Regnum). Die Klassifizierung selbst erfolgt anhand von bestimmten Merkmalen, allerdings sind die verschiedenen Merkmale eines Organismus durchaus von unterschiedlicher phylogenetischer Aussagekraft. Ursprüngliche Merkmale bezeichnet man als Plesiomorphien, und abgewandelte Merkmale, also Merkmale, die sich in Anpassung an ein Habitat entwickelt haben, als Apomorphien. Dementsprechend sind gemeinsame, abgewandelte Merkmale Synapomorphien, während gemeinsame ursprüngliche Merkmale Symplesiomorphien sind.

Im 20ten Jahrhundert gab es drei große phylogenetische Schulen. Robert SOKAL & Peter SNEATH gründeten die Schule der Phänetik. Sie wendeten sich von allen subjektiven Versuchen, Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen Spezies zu finden, ab und etablierten numerische Methoden, um mit Hilfe von Daten-Matrizen baumartige graphische Darstellungen von Ähnlichkeiten, sogenannte

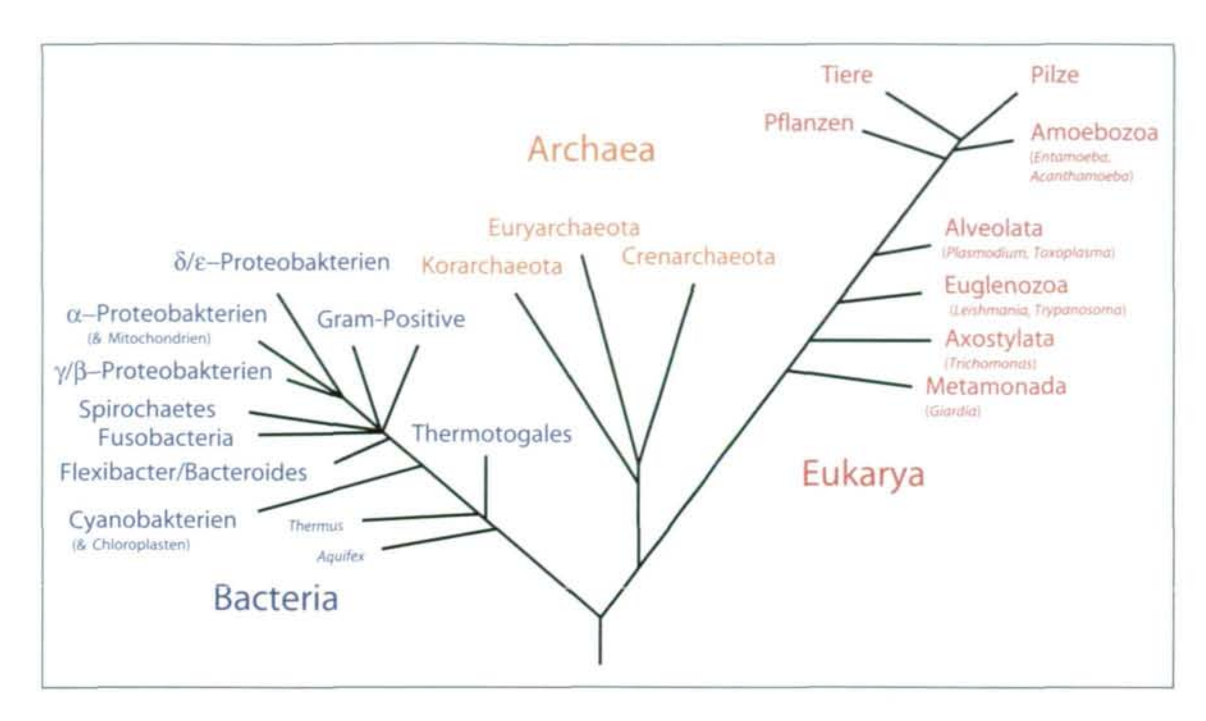


Abb. 5: Der „Baum des Lebens". (Orig.)

Dendrogramme, zu erstellen. Die phylogenetische oder kladistische Schule, die sich auf Willi HENNIGS Werk „Phylogenetic Systematics" (HENNIG 1979) beruft, hat das primäre Ziel, die Systematik als Rekonstruktion der Phylogenie zu sehen, das heißt, dass nur abgewandelte Merkmale für systematische Forschung wertvoll sind, während ursprüngliche Merkmale nicht als Unterscheidungs-Kriterien genutzt werden können. Die Schule von Ernst MAYR & George SIMPSON sieht die Evolution als Grundlage der Klassifizierung, wobei aber nicht nur Genealogien, also die phylogenetischen Beziehungen, sondern auch Adaptationen als informativ gelten.

Das Aufkommen der Molekularbiologie hat die phylogenetische Forschung zutiefst und nachhaltig beeinflusst. Die frühe molekulare Phylogenie basierte auf Protein-Sequenzen, vor allem jenen des Ferredoxins und der Cytochrome. Ende der 70er Jahre etablierten dann Carl WOESE und Kollegen das 18S rRNA-Gen als Molekül der Wahl für molekulare Phylogenie. Dieses Molekül ist deshalb als molekularer Zeitmesser sehr geeignet, weil es in jedem Organismus in hoher Kopienzahl vorkommt, weil es sowohl im Genom aller Eukaryoten, als auch im Genom aller Prokaryoten und sogar im Genom der Organellen vorkommt und weil es schnell und langsam evoluierende Anteile hat und in der Struktur universell konserviert ist (DOOLITTLE 1999). Trotzdem darf Gen-Phylogenie keinesfalls mit Organismen-Phylogenie gleichgesetzt werden, weshalb man in den letzten Jahren dazu übergegangen ist, kombinierte Daten für phylogenetische Untersuchungen zu nutzen und dadurch die Aussagekraft molekularbiologischer Analysen erheblich zu erhöhen. Hier kommen vor allem vier proteinkodierende Gene, nämlich jene für α-Tubulin, β-Tubulin, Aktin und den Elongations-Faktor 1-alpha zum Einsatz (BALDAUF et al. 2000).

Ein grundsätzliches Problem in der phylogenetischen Forschung ist, dass man die „Wurzel" des universellen Baumes nicht kennt und dass hier methodische Artefakte und Phänomene wie der laterale Gentransfer zu erheblichen Fehleinschätzungen führen können (DOOLITTLE 1999).

5 Parasiten im System

Die gängigste Lehrmeinung vertritt heute eine Dreiteilung des universellen Baumes in Bacteria (Eubacteria), Archaea (Archaebacteria) und Eukarya (Eukaryota) (Abb. 5). Allerdings befürwortet CAVALIER-SMITH (1998) aus praktischen Gründen ein gemeinsames Reich für die Archaea und Eubakterien – er gliedert die belebte Welt in 6 Reiche: Bacteria, Protozoa, Animalia, Fungi, Plantae und Chromista, wobei die Reiche der Animalia und der Fungi heute oft in dem monophyletischen Taxon der Opisthokonta zusammenfasst werden. Das Taxon der Protozoen hingegen ist mit Sicherheit kein Monophylum, es wird aber als zusammenfassender Begriff für all jene Organismen, die nicht einem der anderen Reiche zuordenbar sind, beibehalten.

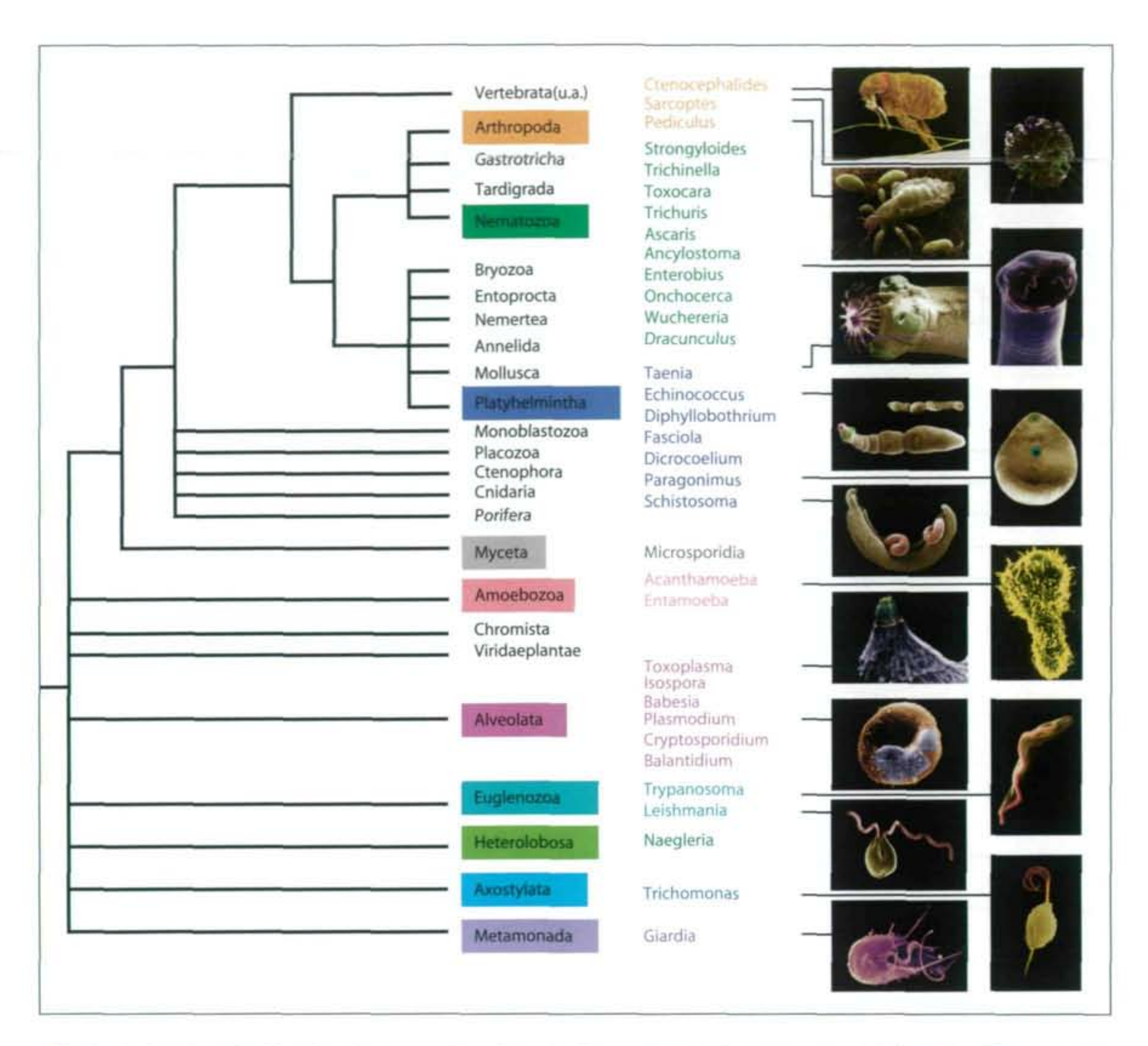


Abb. 6: Die Parasiten des Menschen im System (unvollständig, humanparasitische Gruppen in Farbe). (Originalfotos mit Ausnahme der Amöbe: Prof. Dr. H. MEHLHORN.)

Die Parasiten des Menschen lassen sich grob in Protozoa und Opisthokonta unterteilen. Zu den Protozoa werden die Metamonada, Axostylata, Heterolobosa, Euglenozoa, Alveolata und die Amoebozoa gezählt. Zu den Opisthokonta gehören die Trematoda, Cestoda, Nematoda, Acanthocephala, Annelida und die Arthropoda. Ein Überblick über die wichtigsten Parasiten des Menschen und deren Stellung im System ist in Abbildung 6 gegeben.

5.1 Protozoa

Die Einteilung der einzelligen Eukaryoten ist bis heute äußerst problematisch und deren tatsächliche Verwandtschaftsverhältnisse bleiben vollkommen ungeklärt. Zunächst versuchte man, die Gesamtheit der eukaryotischen Einzeller unter dem Begriff Protista zu vereinen und diese dann in pflanzliche und tierische, also in Protozoa und Protophyta, weiter zu unterteilen. Heute gilt allerdings als gesichert, dass die Aufspaltung in Tiere und Pflanzen erst nach der Abspaltung der typischen eukaryotischen Einzeller-Linien erfolgt ist, und man diese deshalb weder den Tieren noch den Pflanzen zuordnen kann (SOGIN et al. 1998). Mittlerweile hat sich der von Georg August GOLDFUSS im Jahre 1818 geprägte Begriff Protozoa als Gesamtbezeichnung für alle eukaryotischen Einzeller durchgesetzt, wenn auch diesem Begriff keinerlei systematische Bedeutung zukommt. Die Protozoen zeigen in ihrer Zellbiologie eine wesentlich größere Diversität als die vielzelligen Eukaryoten. Es gibt unter ihnen autotrophe, heterotrophe und mixotrophe Organismen, sie besiedeln nahezu jedes nur denkbare Habitat und nicht einmal die Einzelligkeit selbst ist tatsächlich ein konstantes Merkmal in dieser Gruppe (PATTERSON 1999).

Die klassische Einteilung der Protozoen in Flagella-

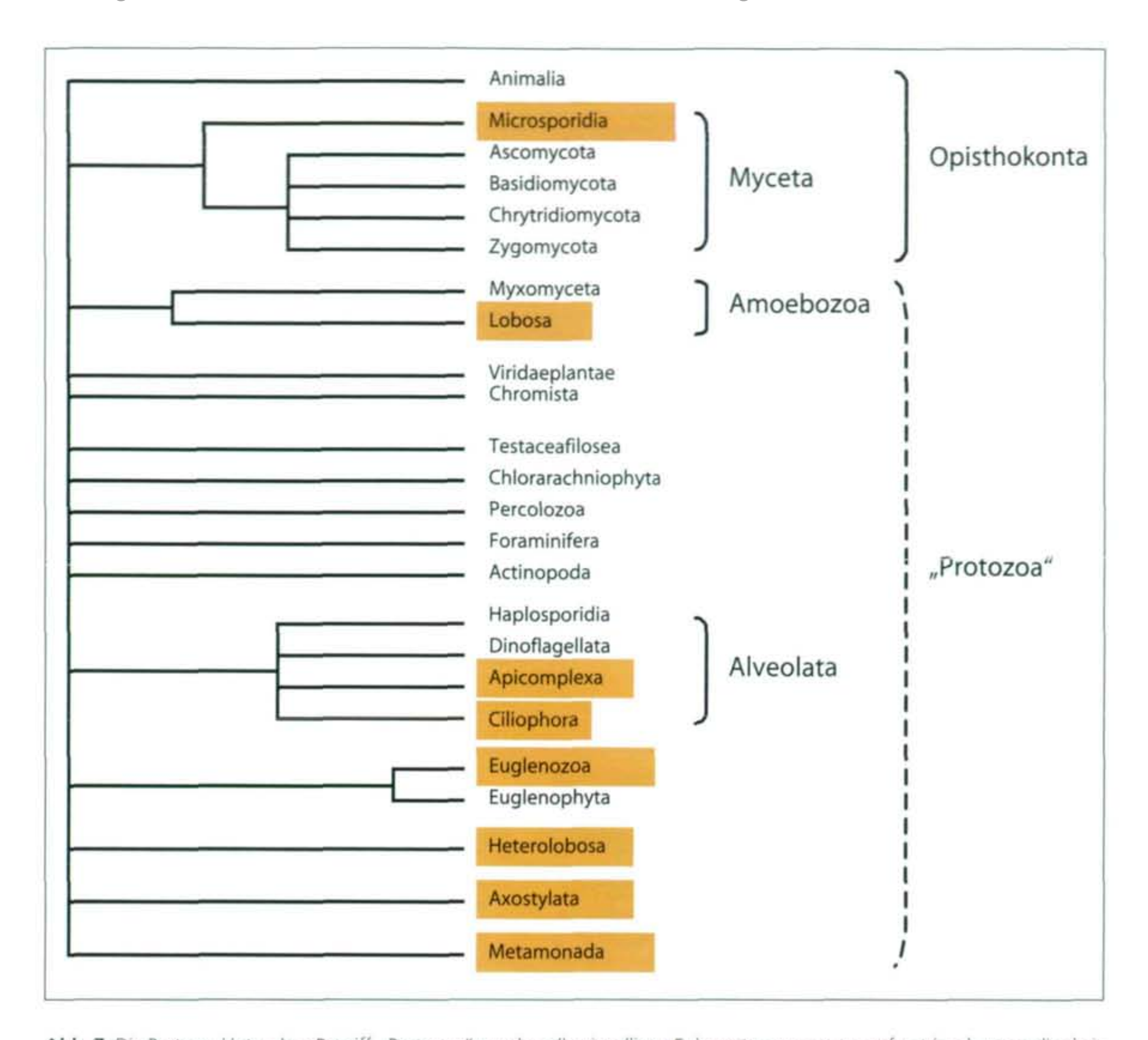
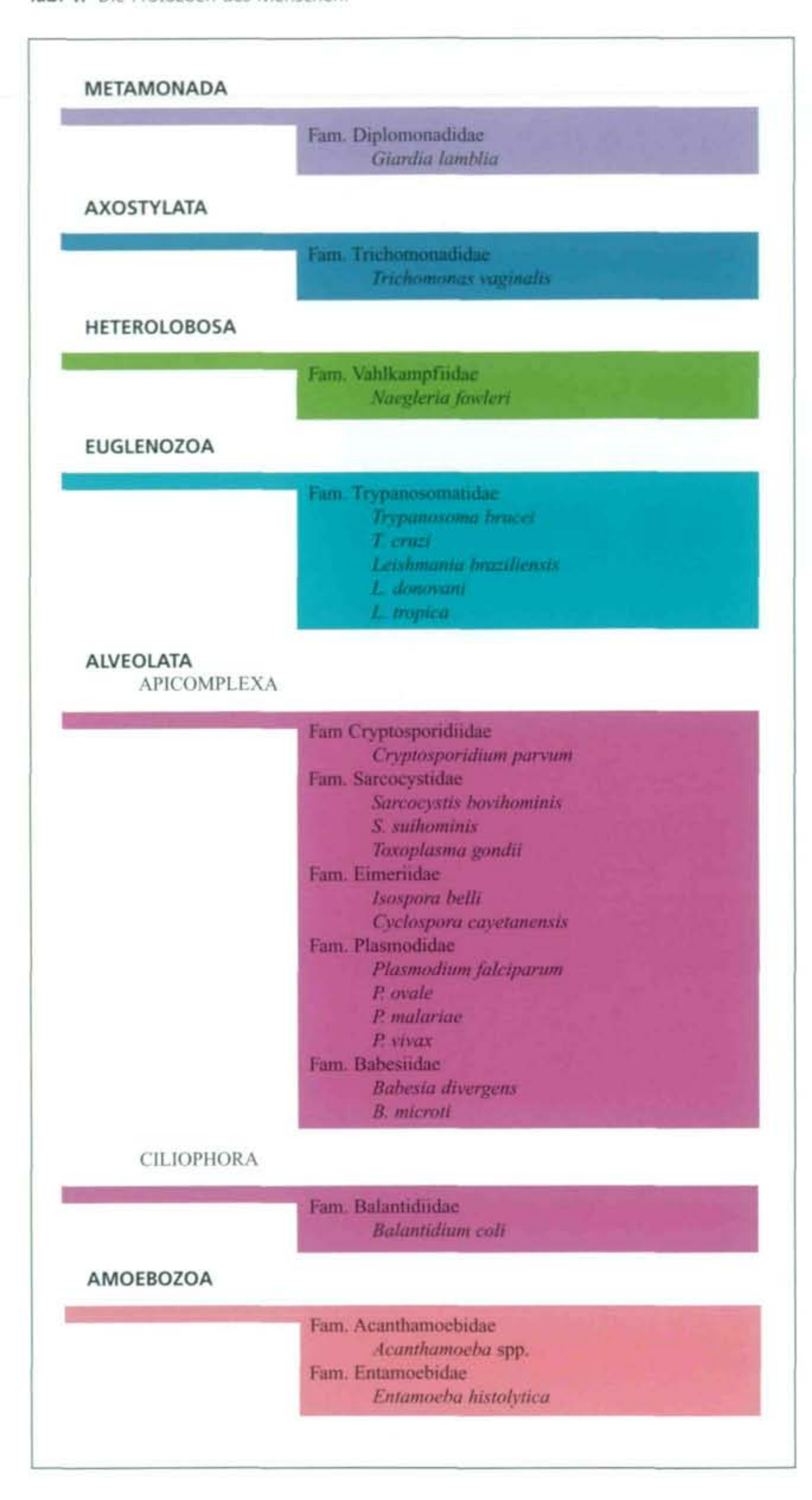


Abb. 7: Die Protoza. Unter dem Begriff „Protozoa" werden alle einzelligen Eukaryoten zusammengefasst (auch wenn dies keine natürliche Gruppe darstellt). Heute geht man davon aus, dass die Amoebozoa mit den Opisthokonta (also den Tieren und Pilzen) näher verwandt sind als die Pflanzen. Taxa mit humanparasitischen Arten in Orange. (Modifiziert nach De Meeûs & Renaud 2002.)

ten, Ciliaten, Sarcodina und Sporozoa hat ihre Gültigkeit weitgehend verloren. Während die Sporozoa (Apicomplexa) und die Ciliaten heute mit den Dinoflagellaten in der Gruppe der Alveolata zusammengefasst werden, mussten die Flagellaten und die Amöben als einheitliche Gruppen aufgelöst werden und in eine Vielzahl von Taxa mit schwer bestimmbarer Verwandtschaft unterteilt werden (Abb. 7).

Humanparasitische Protozoen sind hauptsächlich in den Gruppen der Metamonada (*Giardia*), der Axostylata (*Trichomonas*), der Heterolobosa (*Naegleria*), der Euglenozoa (*Trypanosoma, Leishmania*), der Alveolata (*Plasmodium, Toxoplasma, Balantidium*) und der Amoebozoa (*Acanthamoeba, Entamoeba*) zu finden (Tab. 1). Die Mikrosporidien, früher aufgrund ihrer sehr ursprünglich erscheinenden Zellstrukturen als Archezoa, das heißt als erste vom Eukaryoten-Baum abzweigende Protozoen, klassifiziert, werden heute den Pilzen zugerechnet (Hirt et al. 1999). Die Gruppe der Flagellaten wurde vollkommen aufgelöst. Flagellaten (d.h. geißeltragende selbständige Zellen) kommen in 60 verschiedenen Klassen in drei verschiedenen Reichen (Protozoa, Plantae und Chromista) vor (Cavalier-Smith 2000). Ein weiterer interessanter Aspekt ist, dass möglicherweise die Euglenozoa und die Heterolobosa eine gemeinsame Gruppe, die Discicristata, bilden. Für diese Verwandtschaft spricht die Tatsache, dass beide Gruppen discoidale Cristae in den Mitochondrien aufweisen. Die Mycetozoa (Schleimpilze) und die lobosen Amöben (Lobosa) bilden die gemeinsame Gruppe der Amoebozoa. Morphologisch ist diesen Taxa gemein, dass sie amöboide Stadien mit lobosen Pseudopodien aufweisen und dass diese nicht eruptiv an der Zelloberfläche entstehen. Außerdem scheint diese neue Grup-

Tab. 1: Die Protozoen des Menschen.



Gruppe	Familie	Art
METAMONADA	Fam. Diplomonadidae	*Giardia lamblia*
AXOSTYLATA	Fam. Trichomonadidae	*Trichomonas vaginalis*
HETEROLOBOSA	Fam. Vahlkampfiidae	*Naegleria fowleri*
EUGLENOZOA	Fam. Trypanosomatidae	*Trypanosoma brucei*
		T. cruzi
		Leishmania braziliensis
		L. donovani
		L. tropica
ALVEOLATA – APICOMPLEXA	Fam Cryptosporidiidae	*Cryptosporidium parvum*
	Fam. Sarcocystidae	*Sarcocystis bovihominis*
		S. suihominis
		Toxoplasma gondii
	Fam. Eimeriidae	*Isospora belli*
		Cyclospora cayetanensis
	Fam. Plasmodidae	*Plasmodium falciparum*
		P. ovale
		P. malariae
		P. vivax
	Fam. Babesiidae	*Babesia divergens*
		B. microti
ALVEOLATA – CILIOPHORA	Fam. Balantidiidae	*Balantidium coli*
AMOEBOZOA	Fam. Acanthamoebidae	*Acanthamoeba* spp.
	Fam. Entamoebidae	*Entamoeba histolytica*

pe der Amoebozoa die Schwestergruppe der Opisthokonta zu sein, sie sind also näher verwandt zu den Pilzen und Tieren, als die Pflanzen (BALDAUF et al. 2000; DACKS et al. 2002).

5.2 Opisthokonta

Die Pilze und die Tiere werden heute unter dem Begriff Opisthokonta (CAVALIER-SMITH & CHAO 1995) zusammengefasst. Die Opisthokonta sind gekennzeichnet durch abgeflachte Cristae in den Mitochondrien und durch das Vorhandensein nur einer basalen Geißel bei Fortpflanzungsstadien, wenn diese begeißelt sind.

Innerhalb der Opisthokonta sind humanparasitische Arten vor allem in den Gruppen der Lophotrochozoa und der Ecdysozoa zu finden (Tab. 2, 3). Da die Mikrosporidien heute zu den Pilzen (Myceta) im weiteren Sinne gezählt werden, gehören diese vorher als ganz ursprünglich klassifizierten Organismen nun auch zu den Opisthokonta und stehen damit sehr hoch im Eukaryoten-Baum (BALDAUF et al. 2000). Die frühere (und „im parasitologischen Alltag" aus Gründen der Einfachheit beibehaltene) Einteilung der vielzelligen Parasiten in Würmer und Arthropoden ist in dieser Form nicht mehr gültig. Die wohl größte Veränderung betrifft die Nematozoa (Nematoda und Nematomorpha), welche von den anderen „Würmern" getrennt wurden und jetzt mit den Arthropoden in einer neuen Großgruppe, der Gruppe der Ecdysozoa stehen. Die Platyhelminthen, zu denen sowohl die Trematoden, als auch die Cestoden gehören, werden zusammen mit den Anneliden (Ringelwürmer) und den Mollusken (Weichtieren) als Lophotrochozoa zusammengefasst (DE MEEÛS & RENAUD 2002).

Tab. 2: Die Opisthokonta des Menschen Teil I (Myceta & Lophotrochozoa).

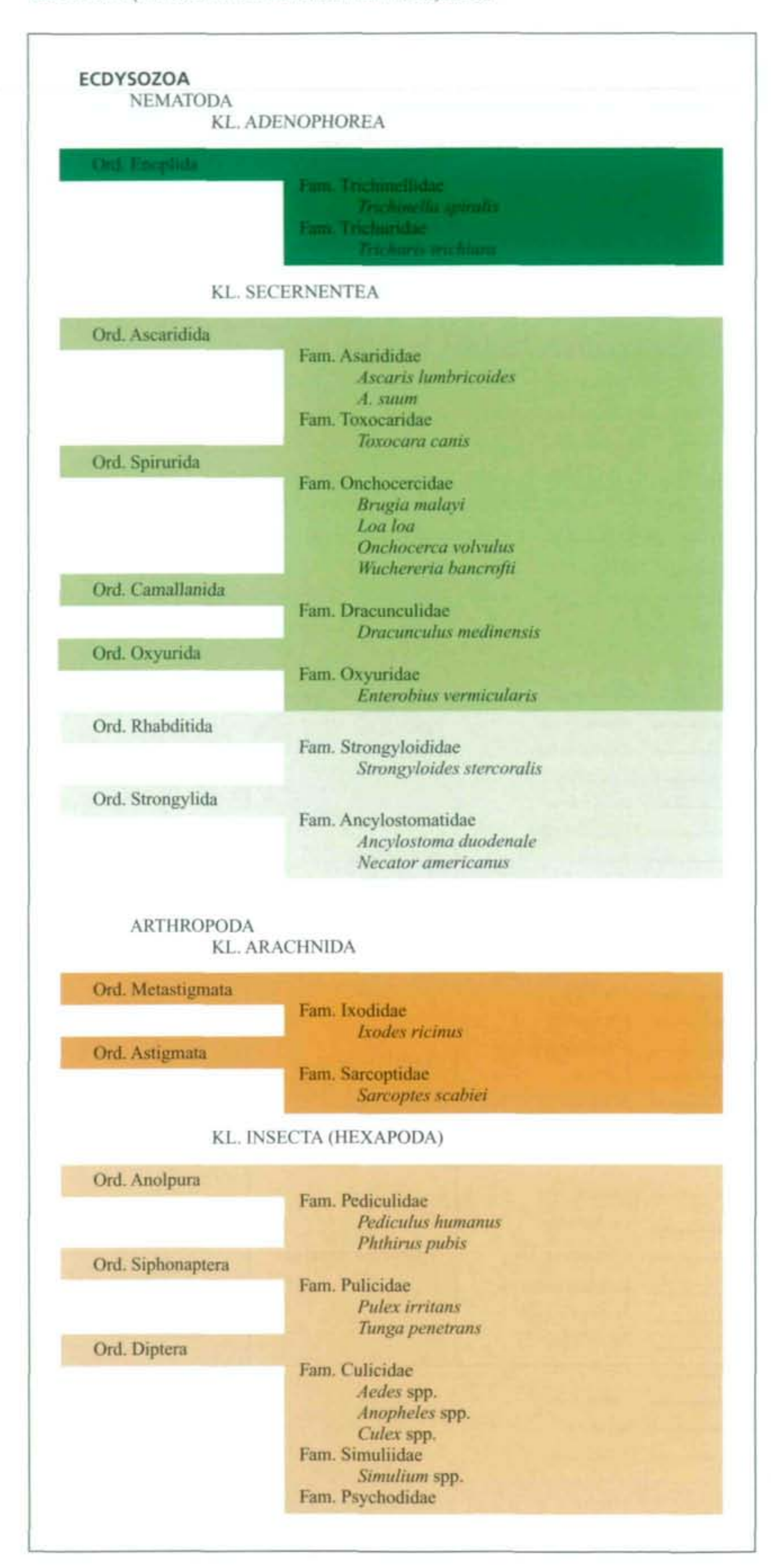
Taxon	Ordnung	Familie	Art
MYCETA			
MIKROSPORIDIA			
KL. MICROSPOREA			
	Ord. Microsporida	Fam. Nosematidae	*Encephalitozoon cuniculi*
			Pneumocystis carinii
LOPHOTROCHOZOA			
PLATYHELMINTHA			
KL. DIGENEA			
	Ord. Schistosomatida	Fam. Schistosomatidae	*Schistosoma haematobium*
			S. japonicum
			S. mansoni
	Ord. Echinostomatida	Fam. Fasciolidae	*Fasciola hepatica*
	Ord. Plagiorchiida	Fam. Dicrocoeliidae	*Dicrocoelium dendriticum*
		Fam. Paragonimidae	*Paragonimus westermani*
	Ord. Opisthorchiida	Fam. Opisthorchiidae	*Opisthorchis sinensis*
KL. CESTODA			
	Ord. Pseudophyllidea	Fam. Diphyllobothriidae	*Diphyllobothrium latum*
	Ord. Cyclophyllidea	Fam. Hymenolepididae	*Hymenolepis nana*
		Fam. Taeniidae	*Echinococcus granulosus*
			E. multilocularis
			Taenia saginata
			T. solium
ACANTHOCEPHALA			
KL. ARCHIACANTHOCEPHALA			
	Ord. Moniliformida	Fam. Moniliformidae	*Moniliformis moniliformis*
ANNELIDA			
KL. CLITELLATA			
	Ord. Gnathobdelliformes	Fam. Hirudinidae	*Hirudo medicinalis*

5.2.1 Lophotrochozoa

Das Taxon Lophotrochozoa enthält die Gruppen der Annelida und Syndermata und die große Gruppe der Platyhelmintha (Abb. 8). Allerdings ist die Monophylie der Plathelminthen selbst umstritten (OLSON 2000).

Die humanparasitischen Lophotrochozoa konzentrieren sich auf die Platyhelmintha und innerhalb dieser auf die Trematoda (Saugwürmer) und die Cestoda (Bandwürmer) (Tab. 2). Die ausschließlich parasitischen Gruppen der Digenea, Aspidobothrii, Monogenea und Cestoda werden als Neodermata zusammengefasst, wobei die Digenea und die Aspidobothrii gemeinsam die Trematoda bilden. Eine zentrale Frage ist nach wie vor, wer die Schwestergruppe der Neodermata ist und somit, wie der Parasitismus in dieser Gruppe entstanden ist. Die Klasse der Trematoda enthält ausschließlich parasitische Arten, und diese werden nach ihrem Entwicklungszyklus gegliedert. Die humanmedizinisch relevanten Arten weisen einen Generationswechsel auf und werden deshalb der Gruppe der Digenea zugerechnet, innerhalb welcher sich die Schistosomatida (*Schistosoma*) und die Echinostomatida (*Fasciola*) zu den Anepitheliocystidia und die Plagiorchiida (*Dicrocoelium, Paragonimus*) und die Opisthorchiida (*Opisthorchis*) zu den Epitheliocystidia zusammenfassen lassen. Man geht heute davon aus, dass der ursprünglichere Trematoden-Zyklus jener mit drei Wirten ist (OLSON 2000). Innerhalb der Cestoda unterscheidet man die „primitivere" Gruppe der Pseudophyllidea (*Diphyllobothrium*) und die höherentwickelte Gruppe der Cyclophyllidea (*Hymenolepis, Taenia, Echinococcus*). In den anderen Gruppen der Lophotrochozoa sind Parasiten selten, zu

Tab. 3: Die Opisthokonta des Menschen Teil II (Ecdysozoa).



ECDYSOZOA
NEMATODA
KL. ADENOPHOREA

Ordnung	Familie	Art
Ord. Enoplida		
	Fam. Trichinellidae	
		Trichinella spiralis
	Fam. Trichuridae	
		Trichuris trichiura

KL. SECERNENTEA

Ordnung	Familie	Art
Ord. Ascaridida		
	Fam. Asaridīdae	
		Ascaris lumbricoides
		A. suum
	Fam. Toxocaridae	
		Toxocara canis
Ord. Spirurida		
	Fam. Onchocercidae	
		Brugia malayi
		Loa loa
		Onchocerca volvulus
		Wuchereria bancrofti
Ord. Camallanida		
	Fam. Dracunculidae	
		Dracunculus medinensis
Ord. Oxyurida		
	Fam. Oxyuridae	
		Enterobius vermicularis
Ord. Rhabditida		
	Fam. Strongyloididae	
		Strongyloides stercoralis
Ord. Strongylida		
	Fam. Ancylostomatidae	
		Ancylostoma duodenale
		Necator americanus

ARTHROPODA
KL. ARACHNIDA

Ordnung	Familie	Art
Ord. Metastigmata		
	Fam. Ixodidae	
		Ixodes ricinus
Ord. Astigmata		
	Fam. Sarcoptidae	
		Sarcoptes scabiei

KL. INSECTA (HEXAPODA)

Ordnung	Familie	Art
Ord. Anolpura		
	Fam. Pediculidae	
		Pediculus humanus
		Phthirus pubis
Ord. Siphonaptera		
	Fam. Pulicidae	
		Pulex irritans
		Tunga penetrans
Ord. Diptera		
	Fam. Culicidae	
		Aedes spp.
		Anopheles spp.
		Culex spp.
	Fam. Simuliidae	
		Simulium spp.
	Fam. Psychodidae	

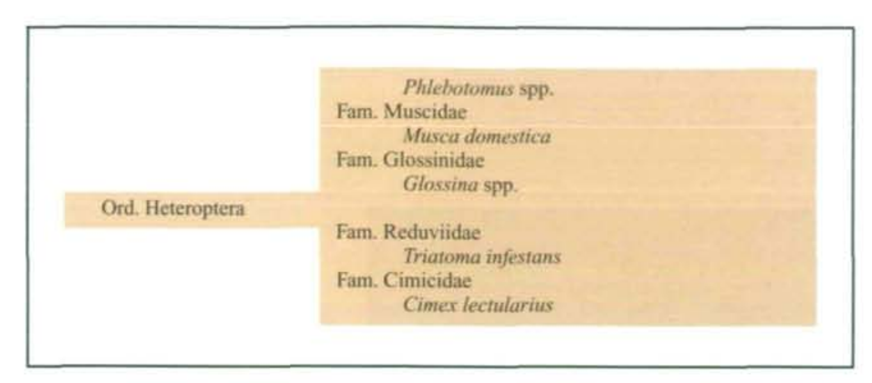
nennen sind die Blutegel (*Hirudo*) aus der Gruppe der Annelida und die Acanthocephalen (*Moniliformis*) aus der Gruppe der Syndermata.

5.2.2 Ecdysozoa

Das Taxon Ecdysozoa wurde von AGUINALDO et al. (1997) neu etabliert und enthält die großen Gruppen der Arthropoda, der Nematozoa und der Cephalorhyncha (Abb. 9). 82 % aller Parasiten gehören zur Gruppe der Ecdysozoa, allerdings ist diese Klassifizierung durchaus nicht unumstritten und muss möglicherweise wieder revidiert werden (BLAIR et al. 2002).

Innerhalb der Ecdysozoa haben vor allem die Nematoda und die Arthropoda humanmedizinische Bedeutung (Tab 3). Die Klassifizierung der Nematoden war lange problematisch, da viele Spezies mikroskopisch klein sind und ihnen oft charakteristische Merkmale fehlen (DE MEEûS & RENAUD 2002). Früher wurden die Nematoden in zwei Gruppen unterteilt, in die hauptsächlich terrestrischen Secernentea und die marinen Adenophorea. Vermutlich sind die Adenophorea aber paraphyletisch, da sie aller Wahrscheinlichkeit nach auch die Vorfahren der Secernentea enthalten. Innerhalb der Nematoda können fünf verschiedene Gruppen unterschieden werden, wobei in allen fünf Gruppen Parasiten zu finden sind. Die humanparasitologisch relevanten Nematoden gehören mit Ausnahme der Enoplida

(*Trichinella* und *Trichuris*) zu den Secernentea und innerhalb dieser bilden die Ascaridida (*Ascaris, Toxocara*) zusammen mit den Spirurida (*Brugia, Loa, Onchocerca*), den Camallanida (*Dracunculus*) und den Oxyurida (*Enterobius*) eine Verwandtschaftsgruppe, während die Rhabditida (*Strongyloides*) und die Strongylida (*Ancylostoma, Necator*) je eine eigene Gruppe darstellen (BLAXTER et al. 1998). Derzeit sind 15.000 Nematoden-Spezies beschrieben und vermutlich ist dies nur ein kleiner Teil der tatsächlich existierenden Arten (NIELSEN 1998).



Das artenreichste Taxon überhaupt sind die Arthropoda und innerhalb dieser kommen humanparasitische Spezies in der Gruppe der Spinnentiere (Arachnida) und unter den Insekten vor. Wie auch die Zecken, so sind die blutsaugenden Insekten hauptsächlich wegen ihrer Funktion als Überträger von Krankheitserregern von humanmedizinischer Bedeutung. Dies trifft nicht nur auf die Anoplura (*Phthirus, Pediculus*), sondern insbesondere auch auf zahlreiche Vertreter der Culicidae (*Anopheles, Aedes, Culex*), Phlebotomidae (*Phlebotomus*) und Glossinidae (*Glossina*) zu. Es gibt insgesamt über 3.000 Stechmücken-Arten, von denen der größte Teil – zumindest auch oder immerhin wenn die bevorzugten anderen Wirte nicht zur Verfügung stehen – als Blutsauger am Menschen parasitiert und damit grundsätzlich pathogene Mikroorganismen übertragen kann (HIRST & STAPLEY 2000).

Rhombozoa
Orthonectida
Cycliophora
Polychaeta
Oligochaeta
Achaeta
Pogonophora
Vestimentifera
Echiura
Gnathostomulida
Brachiopoda
Phoronida
Acanthocephala
Rotifera
Mollusca
Sipunculida
Monogenea
Cestoda
Cestodaria
Trematoda
Aspidogastrea
Temnocephala
Turbellaria
Acoela
Nemertea
Bryozoa
Entoprocta
Annelida
Syndermata
Platyhelmintha
Lophotrochozoa

Abb. 8: Die Lophotrochozoa. Taxa mit humanparasitischen Arten in Orange. In diesem System enthalten die Oligochaeten die Hirudineen. (Modifiziert nach DE MEEÛS & RENAUD 2002.)

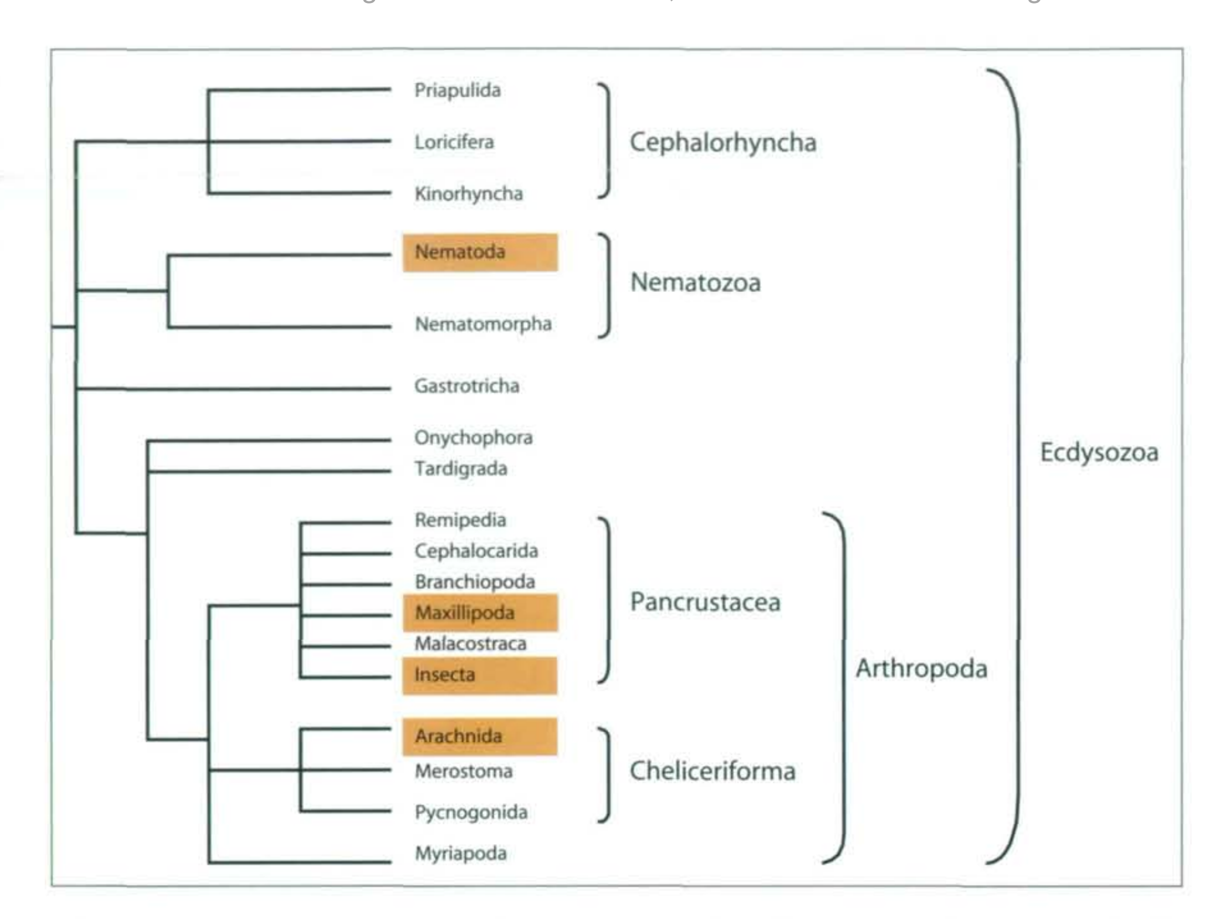


Abb. 9: Die Ecdysozoa. Taxa mit humanparasitischen Arten in Orange. Die Maxillipoda enthalten die Pentastomida. (Modifiziert nach DE MEEÛS & RENAUD 2002.)

6 Zusammenfassung

Die Benennung und Ordnung aller lebenden Organismen war seit jeher ein großes Anliegen der Menschheit und ist trotz ganz wesentlicher Erfolge noch immer eine erhebliche Herausforderung. Lange Zeit basierte die Einteilung der Tiere und Pflanzen hauptsächlich auf rein morphologischen Merkmalen, bis dann zunächst die Elektronenmikroskopie und später das Aufkommen der Molekularbiologie die phylogenetische Forschung revolutionierten.

Gerade in der Gruppe der Parasiten kam es mit wachsendem Wissen zu erheblichen Um- und Reklassifizierungen, nicht zuletzt weil Parasiten oft in Anpassung an ihr Habitat im Wirt stark abgewandelte und oft reduzierte Merkmale aufweisen. Die klassische Einteilung der Parasiten in Protozoen, Würmer und Arthropoden muss in dieser Form vollkommen aufgegeben werden, da man erkannt hat, dass weder die Protozoen noch die Würmer tatsächlich eine einheitliche Gruppe darstellen. Heute kann man die Parasiten grob in die ausgesprochen polyphyletische Gruppe der Protozoa und die Gruppe der Opisthokonta unterteilen. Innerhalb der Opisthokonta sind vor allem in der Gruppe der Lophotrochozoa, zu der die Bandwürmer und die Saugwürmer gezählt werden und in der Gruppe der Ecdysozoa, zu der die Fadenwürmer und die Arthropoden gezählt werden, Parasiten zu finden. Dennoch sind in der Systematik und Klassifizierung der Parasiten und im System der Organismen insgesamt noch erhebliche Veränderungen zu erwarten.

Schlüsselwörter: Systematik, Phylogenie, Klassifikation, Evolution, Baum des Lebens.

7 Anhang

7.1 Zitierte Literatur

AGUINALDO A.M., TURBEVILLE J.M., LINFORD L.S., RIVERA M.C., GAREY J.R., RAFF R.A. & J.A. LAKE (1997): Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. — Nature **387**: 489-93.

ASPÖCK H. (1994): *Protozoen als Erreger von Krankheiten des Menschen: Übersicht und aktuelle Probleme in Mitteleuropa.* — Kataloge OÖ. Landesmuseums N. F. **71**: 219-266.

BALDAUF S.L., ROGER A.J., WENK-SIEFERT I. & W.F. DOOLITTLE (2000): A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. — Science **290**: 972-977.

BIAGINI G.A. & C. BERNARD (2000): Primitive anaerobic protozoa: a false concept? — Microbiology **146**: 1019-1020.

BLAIR J.E., IKEO K., GOJOBORI T. & S.B. HEDGES (2002): The evolutionary position of nematodes. — BMC Evol. Biol. **2**: 7.

BLAXTER M.L., DE LEY P., GAREY J.R., LIU L.X., SCHELDEMAN P., VIERSTRAETE A., VANFLETEREN J.R., MACKEY L.Y., DORRIS M., FRISSE L.M., VIDA J.T. & W.K. THOMAS (1998): A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda. — Nature **392**(6671): 71-75.

BROOKS D.R. & E.P. HOBERG (2001): Parasite systematics in the 21st century: opportunities and obstacles. — Trends Parasitol. **17**: 273-5.

BUTTERFIELD N.J., KNOLL A.H. & K. SWETT (1990): A bangiophyte red alga from the Proterozoic of arctic Canada. — Science **250**: 104-107.

CAVALIER-SMITH T. (1998): A revised six-kingdom system of life. — Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. **73**: 203-266.

CAVALIER-SMITH T. (2000): Flagellate megaevolution. — In: LEADBEATER B.S.C. & J.C. GREEN: The Flagellates. Taylor & Francis Ltd. London, New York: 1-401.

CAVALIER-SMITH T. & E.E. CHAO (1995): The opalozoan *Apusomonas* is related to the common ancestor of animals, fungi and choanoflagellates. — Proc. Roy. Soc. Lon., Biol. Sci. **261**: 1-6.

DACKS J.B., MARINETS A., FORD DOOLITTLE W., CAVALIER-SMITH T. & J.M. Jr. LOGSDON (2002): Analyses of RNA polymerase II genes from free-living protists: phylogeny, long branch attraction, and the eukaryotic big bang. — Mol. Biol. Evol. **19**: 830-840.

DARWIN C.R. (1859): On the Origin of Species. By means of Natural Selection, or the Preservation of favoured races in the struggle for life. — John Murray, London: 1-502.

DE MEEÛS T. & F. RENAUD (2002): Parasites within the new phylogeny of eukaryotes. — Trends Parasitol. **18**: 247-251.

DOOLITTLE W.F. (1999): Phylogenetic classification and the universal tree. — Science **284**: 2124-2129.

GRAY M.W. (1999): Evolution of organellar genomes. — Curr. Opin. Genet. Dev. **9**: 678-87.

GRAY M.W., BURGER G. & B.F. LANG (2001): The origin and early evolution of mitochondria. — Genome Biol. **2**: 1018.

HAN T.M. & B. RUNNEGAR (1992): Megascopic eukaryotic algae from the 2.1-billion-year-old negaunee iron-formation, Michigan. — Science **257**: 232-235.

HENNIG W. (1979): Phylogenetic Systematics. — University of Illinois Press, Urbana, Ill.: 1-263.

HENZE K., BADR A., WETTERN M., CERFF R. & W. MARTIN (1995): A nuclear gene of eubacterial origin in *Euglena gracilis* reflects cryptic endosymbioses during protist evolution. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA **92**: 9122-9126.

HIRST S.I. & L.A. STAPLEY (2000): Parasitology: the dawn of a new millennium. — Parasitol. Today. **16**: 1-3.

HIRT R.P., LOGSDON J.M. JR, HEALY B., DOREY M.W., DOOLITTLE W.F. & T.M. EMBLEY (1999): Microsporidia are related to Fungi: evidence from the largest subunit of RNA polymerase II and other proteins. — Proc. Natl. Acad. Sci. U S A. **96**: 580-585.

LINNAEUS C. (1758): Systema naturae per regna tria naturae secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentis, synonymis, locis. Editio Decima reformata. Tom. I, Pars II. — L. Salvii, Holmiae: 1-823.

MARTIN W. & M. MULLER (1998): The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. — Nature **392**: 37-41.

MINELLI A. (2002): Classification. — In: Encyclopedia of Life Sciences. Macmillan Publishers Ltd., Nature Publishing Group, www.els.net.

NIELSEN C. (1998): Sequences lead to tree of worms. — Nature **392**: 25-26.

OLSON P.D. (2000): New insights into platyhelminth systematics and evolution. — Parasitol. Today **16**: 3-5.

PATTERSON D.J. (1999): The diversity of eukaryotes. — Am. Nat. **154**: S96-S124.

REMANE A., STORCH V. & U. WELSCH (1997): Systematische Zoologie. 5., bearbeitete und erweiterte Auflage. — G. Fischer Verlag, Stuttgart: 1-804.

SCHLEGEL M. (1994): Molecular phylogeny of eukaryotes. — Tree **9**: 330-335.

SCHOPF J.W. & PACKER B.M. (1987): Early Archean (3.3-billion to 3.5-billion-year-old) microfossils from Warrawoona Group, Australia. — Science **237**: 70-73.

SOGIN M.L. & J.D. SILBERMAN (1998): Evolution of the protists and protistan parasites from the perspective of molecular systematics. — Int. J. Parasitol. **28**: 11-20.

VONCKEN F., BOXMA B., TJADEN J., AKHMANOVA A., HUYNEN M., VERBEEK F., TIELENS A.G., HAFERKAMP I., NEUHAUS H.E., VOGELS G., VEENHUIS M. & J.H. HACKSTEIN (2002): Multiple origins of hydrogenosomes: functional and phylogenetic evidence from the ADP/ATP carrier of the anaerobic chytrid *Neocallimastix* sp. — Mol. Microbiol. **44**: 1441-1454.

WOESE C.R., KANDLER O. & M.L. WHEELIS (1990): Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. — Proc. Natl. Acad. Sci. USA **87**: 4576-4579.

7.2 Weiterführende Literatur

HILLIS D.M., MORITZ C. & B.K. MABLE (Eds.; 1996): Molecular Systematics. 2nd edition. — Sinauer Associates Inc., Sunderland, Mass., USA: 1-655.

LI W.-H. (1991): Fundamentals of Molecular Evolution. — Sinauer Associates Inc., Sunderland, Mass., USA: 1-284.

NIELSEN C. (2001): Animal Evolution. Interrelationships of the Living Phyla. 2nd edition. — Oxford University Press, Oxford: 1-563.

SUDHAUS W. & K. REHFELD (1992): Einführung in die Phylogenetik und Systematik. — Fischer Verlag, Stuttgart: 1-241.

WÄGELE J.W. (2001): Grundlagen der phylogenetischen Systematik. 2. überarb. Aufl. — Pfeil Verlag, München: 1-320.

Anschrift der Verfasser:

Mag. Dr. Julia WALOCHNIK
Univ.-Prof. Dr. Horst ASPÖCK
Abteilung für Medizinische Parasitologie
Klinisches Institut für Hygiene
und Medizinische Mikrobiologie der Universität
Kinderspitalgasse 15
A-1095 Wien
Austria
E-mail: julia.walochnik@univie.ac.at

